



TRABALHO FINAL

MESTRADO INTEGRADO EM MEDICINA

Clínica Universitária de Otorrinolaringologia

Funções Vestibulares e Suas Interações

Edgar Ferreira de Sousa

MAIO'2019



TRABALHO FINAL

MESTRADO INTEGRADO EM MEDICINA

Clínica Universitária de Otorrinolaringologia

Funções Vestibulares e Suas Interações

Edgar Sousa

Orientado por:

Dr. Marco António Alveirinho Cabrita Simão

MAIO'2019

RESUMO

O sistema vestibular é constituído pelos canais semicirculares assim como os órgãos otolíticos, nomeadamente o sáculo e o utrículo. Estes interpretam o movimento e posição da cabeça através da endolinfa, criando um vetor que é posteriormente enviado para o cérebro (Probs, Grevers, & Iro, 2006). O seu estudo em isolamento pode ser feito através da aplicação de uma corrente transmastoidal, denominada de estimulação galvânica. A sua utilização permitiu compreender a influência de todos os órgãos vestibulares em sincronia, mas também chamou atenção para a influência de outros sistemas como o proprioceptivo na postura, equilíbrio e orientação (St George & Fitzpatrick, 2011).

Ao avaliar a multimodalidade deste sistema, nota-se que a junção dos órgãos do sistema vestibular em isolamento é insuficiente para o equilíbrio. Para descobrir a posição da cabeça, é feita uma previsão da sua posição após um movimento que é interligada com a informação obtida pelo sistema vestibular. De forma similar, aferências extravestibulares são subtraídas da aferência vestibular para que se distinga a componente ativa do movimento da passiva (Angelaki & Cullen, 2008).

PALAVRAS-CHAVE: sistema vestibular, multimodalidade, orientação espacial, estimulação galvânica, equilíbrio

ABSTRACT

The vestibular system consists on the semicircular canals as well as the otolithic organs, namely the saccule and the utricle. These interpret the movement and position of the head through the movement of the endolymph, which creates a vector that is later sent to the brain. The study of such system in isolation can be done through the application of a transmastoidal current, which is called galvanic stimulation. Its use made it possible to understand the influence of all vestibular organs at the same time, but also drew attention to the influence of other systems, such as the proprioceptive sensory system, in posture, balance and orientation.

When evaluating the multimodality of this system, it is noted that the convergence of the stimuli generated by organs of the vestibular system in isolation is insufficient for balance. In order to figure out the position of the head, a prediction of its position after a

movement is made that is interconnected with the information obtained by the vestibular system. Similarly, extr vestibular afferences are subtracted from the vestibular afference so that the active portion of a movement is distinguished from its passive component.

KEY WORDS: vestibular system, multimodality, spatial orientation, balance, galvanic stimulation

O trabalho exprime a opinião do autor e não da FML.

Conteúdo

RESUMO	3
ABSTRACT	1
INTRODUÇÃO.....	4
ANATOMIA DO SISTEMA VESTIBULAR.....	4
FISIOLOGIA BÁSICA DO SISTEMA VESTIBULAR	6
ESTIMULAÇÃO GALVÂNICA NA FUNÇÃO VESTIBULAR.....	7
MULTIMODALIDADE DA FUNÇÃO VESTIBULAR	9
Computação do Movimento	10
Distinção de Movimentos Passivos e Ativos da Cabeça	11
AGRADECIMENTOS	14
CONCLUSÃO.....	13
BIBLIOGRAFIA.....	15

INTRODUÇÃO

O equilíbrio e orientação espacial são duas sensações de importância fulcral nas atividades da vida diária, as suas alterações tendo um impacto significativo na qualidade de vida dos indivíduos afetados. Porém, embora as suas patologias sejam cada vez mais bem estudadas, percebe-se que o seu funcionamento fisiológico é, muitas vezes, deixado de parte.

Em qualquer ramo, é essencial a compreensão da fisiologia para que se melhor entenda a patologia. No caso destas duas sensações, sistema vestibular está na base de ambas as vertentes fisiológicas assim como grande parte das patológicas. Porém, sabe-se desde já que este não é único nesta área, havendo uma grande multimodalidade já conhecida com outros sistemas (Angelaki & Cullen, 2008).

Como é que este sistema funciona e como é que o mesmo interage com os outros sistemas? Este trabalho pretende refletir sobre estas questões, buscando perceber o ponto do conhecimento atual e tentar simplificar este processo complexo e multifacetado.

ANATOMIA DO SISTEMA VESTIBULAR

O sistema vestibular localiza-se no ouvido interno e faz parte do labirinto membranoso, que se encontra dentro do labirinto ósseo do rochedo, no osso temporal. Este é composto pelos **canais semicirculares** e o **vestíbulo** (composto por sua vez pelo utrículo e o sáculo, também denominados de órgãos otolíticos). Cada um destes órgãos tem funções específicas e diferentes entre si: os canais semicirculares aparentam desempenhar funções à cerca da aceleração angular (em essência, detetam movimentos de rotação e translação da cabeça), enquanto que os órgãos otolíticos detetam aceleração linear (maioritariamente relativamente à posição da cabeça relativamente à gravidade) (Angelaki & Cullen, 2008).

Na cabeça, os canais semicirculares de cada rochedo encontram-se orientados de forma simétrica, fazendo imagem “em espelho”. Em cada lado, os mesmos formam três planos espaciais entre si, com vetores que se encontram a ângulos retos uns dos outros (Probs et al., 2006). Os canais são denominados como posterior, anterior e lateral ou horizontal. O canal semicircular posterior encontra-se paralelo ao eixo do rochedo, sendo, tal como o canal semicircular anterior (perpendicular ao eixo do rochedo), vertical. O canal semicircular horizontal tem uma orientação cerca de 30° elevada acima do plano horizontal.

Numa das extremidades de cada canal, encontram-se ainda dilatações (setas vermelhas, fig 1) denominadas de ampolas. É nestas que se encontram os sistemas nervosos sensitivos ligados aos canais semicirculares, a **crista** e a **cúpula**.

A nível dos órgãos vestibulares, o utrículo e o sáculo contêm uma região cada um, denominada de **mácula estática**, que é composta por nervos sensitivos ciliares mergulhados numa substância gelatinosa denominada de membrana otolítica. A mácula do utrículo é quase perpendicular à mácula do sáculo. Assim sendo, a força da gravidade irá mover a membrana otolítica, ativando os cílios e por sua vez enviando informações sensitivas quanto à posição da cabeça relativamente à força da gravidade.

Todos estes nervos sensitivos vão se unir no nervo vestibular (parte do oitavo par craniano), que unirá este complexo ao núcleo vestibular no cérebro. O núcleo vestibular, porém, não integra informações meramente deste processo: ele recebe também aferências do sistema oculomotor, assim como espinhais motoras e também do cerebelo. (Probs et al., 2006)

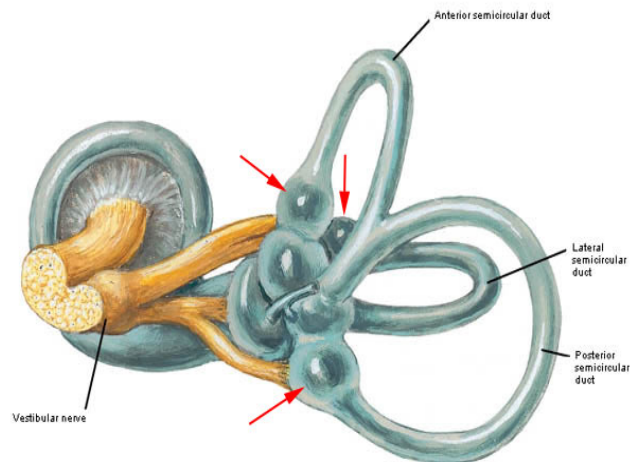


Fig. 1 - Canais Semicirculares (Netter, 2011)

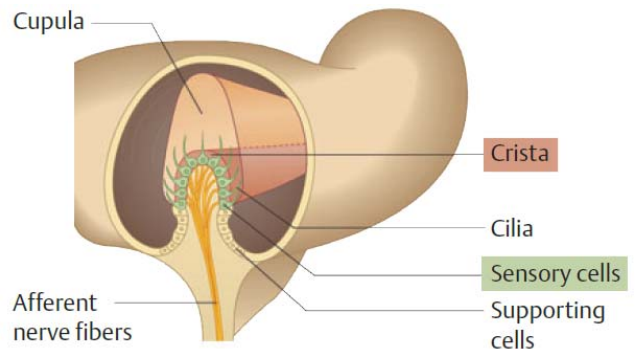


Fig. 2 - Ampola dos Canais Semicirculares (Probs, 2006)

FISIOLOGIA BÁSICA DO SISTEMA VESTIBULAR

O sistema vestibular tem uma importância fulcral particularmente a nível da manutenção da postura e equilíbrio. O mesmo deteta movimento e orientação da cabeça no espaço, que tem importância a nível da estabilização da visão, postura, e permitir a percepção do movimento do corpo (Medendorp & Selen, 2017). Para tal, há o envolvimento de um sistema multissensorial e multimodal. Além disso, também tem relevância para diversas funções cerebrais, desde reflexos a coordenação motora, embora a sua influência e interações com outros sistemas esteja ainda em estudo (Angelaki & Cullen, 2008).

O seu funcionamento mecânico, contudo, é já relativamente bem conhecido. O sistema vestibular a nível do ouvido interno tem, como já foi mencionado, dois subsistemas: os canais semicirculares e o vestíbulo. O movimento da cabeça faz com que a endolinfa presente no seu interior se movimente, alterando a posição da ampola e dos cílios no seu interior, enviando então informação sobre o movimento da cabeça, mas nenhuma informação específica sobre como a cabeça se move no espaço ambiente: por exemplo, não consegue distinguir um movimento de inclinação da cabeça para a frente de uma translocação na mesma direção, pois ambos estes movimentos ativam os canais semicirculares de forma igual (Angelaki & Cullen, 2008).

Os órgãos otolíticos, no vestíbulo, por outro lado, são o exato oposto. Estes detetam principalmente a posição da cabeça relativa à gravidade (mas também acelerações da cabeça, a força *inercio-gravitacional*), fazendo com que se capte informação relativa a posição da cabeça comparativamente ao plano horizontal (St George & Fitzpatrick, 2011).

Com estas informações, o cérebro consegue estimar de forma fidedigna a posição e movimentação da cabeça, mas ele recebe ainda informações do sistema visual, particularmente o optocinético, que oferece conhecimento sobre o movimento do corpo através de “*optic flow*” – a deslocação que é detetada através do nervo ótico. Há, ainda, a integração de informação do sistema propriocetivo, que dá informações relativas à posição do corpo através dos nervos sensitivos para a pressão a nível dos membros inferiores e pés (sistema podocinético) e da posição do pescoço (Medendorp & Selen, 2017). A forma como estes vários sistemas são integrados será mais bem explorada posteriormente.

O sistema vestibular também tem influências em reflexos, sendo o mais conhecido e estudado o **reflexo vestíbulo-ocular**, que consiste na compensação do movimento da

cabeça através da rotação dos olhos na direção oposta, de modo a manter a imagem na retina estável (Angelaki & Cullen, 2008). Este ocorre através do envio de importantes eferentes do núcleo vestibular para o sistema oculomotor, permitindo a adaptação da posição dos olhos a uma velocidade muito maior do que a que seria possível para o sistema visual apenas. Este ocorre até mesmo sem a presença de estímulo visual (como na escuridão), pelo que o estímulo necessário para o reflexo parece advir principalmente de alterações detetadas pelos canais semicirculares, mas também pelos órgãos do vestíbulo e algumas conexões com o cerebelo.

Outro reflexo também conhecido é o **reflexo vestibulo-espinhal**, que afeta a estabilidade motora espinhal (posição da cabeça, manutenção da postura) diretamente através dos tratos vestibuloespinhais internos e externos, mas também pelo trato reticuloespinhal. Esta função é mantida através dos três sistemas principais que afetam o equilíbrio: motor, visual e vestibular, que funcionam de forma coordenada para o efeito. A postura vertical, por exemplo, necessita de pelo menos dois destes sistemas a funcionar corretamente em simultâneo. (Probs et al., 2006)

ESTIMULAÇÃO GALVÂNICA NA FUNÇÃO VESTIBULAR

Para a avaliação dos diferentes sistemas que afetam o equilíbrio e movimento, é possível criar conflito em um deles para perceber o seu efeito separadamente. Isto é possível de obter através de perturbações do “*optic flow*” (que podem causar sensações ilusórias de movimento quando em repouso, por exemplo), ou vibração muscular (Bove, Courtine, & Schieppati, 2002) ou condicionamento podocinético para desalinhar o sinal sensitivo locomotor com os outros sistemas (Reynolds & Bronstein, 2004). O sistema vestibular é difícil de isolar por si só, contudo, pelo que a técnica de estimulação galvânica – consistindo na aplicação de corrente transmastoideal em posição ortostática – revelou-se uma boa forma de criar sinais isolados de movimento e orientação alterados (St George & Fitzpatrick, 2011).

Este estímulo é conhecido por causar problemas de equilíbrio, fazendo o indivíduo tender para o lado anodal da corrente elétrica. Esta resposta ocorre pela integração do sistema de controlo postural sensomotor devido a mudanças nos músculos-alvo conforme o alinhamento assumido da cabeça com o corpo. Esta resposta errônea acontece devido a uma alteração da percepção de movimento e não de alinhamento gravitacional, implicando por isso os canais semicirculares como os alvos principais da estimulação galvânica e causadores da resposta de desequilíbrio (Wardman, Day, & Fitzpatrick, 2003). Quando colocados os impulsos elétricos, o cérebro interpreta a estimulação como uma perturbação real no corpo do indivíduo, causando por isso uma resposta apropriada que leva ao desequilíbrio supramencionado.

Através destes conhecimentos, e conhecendo o alinhamento anatómico dos canais semicirculares, é possível criar uma estimativa dos vetores de movimento gerados pelo estímulo galvânico, que estariam direcionados **posteriormente e inclinados para cima**. Isto torna-se importante pois, em indivíduos na posição sentada, o estímulo cria uma sensação ilusória de rotação do corpo, que difere em direção e intensidade conforme a posição da cabeça. Isto ocorre dependendo do alinhamento do vetor com a força da gravidade, pelo que se pode, com estes estudos, concluir que o cérebro calcula a orientação e o movimento do corpo através do produto do vetor de rotação (obtido pelos canais semicirculares) e da gravidade (obtido pelos órgãos otolíticos) (St George & Fitzpatrick, 2011).

Com o conhecimento que anomalias vestibulares afetam a marcha que não estão necessariamente relacionadas com defeitos no equilíbrio, chegou-se à conclusão que havia algum processamento central da informação do movimento sobre o plano. Distinguiu-se a presença de *head-direction cells* no cérebro que lançam impulsos conforme a orientação da cabeça no plano de referência com o chão, independente da orientação do restante corpo (Taube, 2011), embora informações visuais sejam dominantes quando presentes.

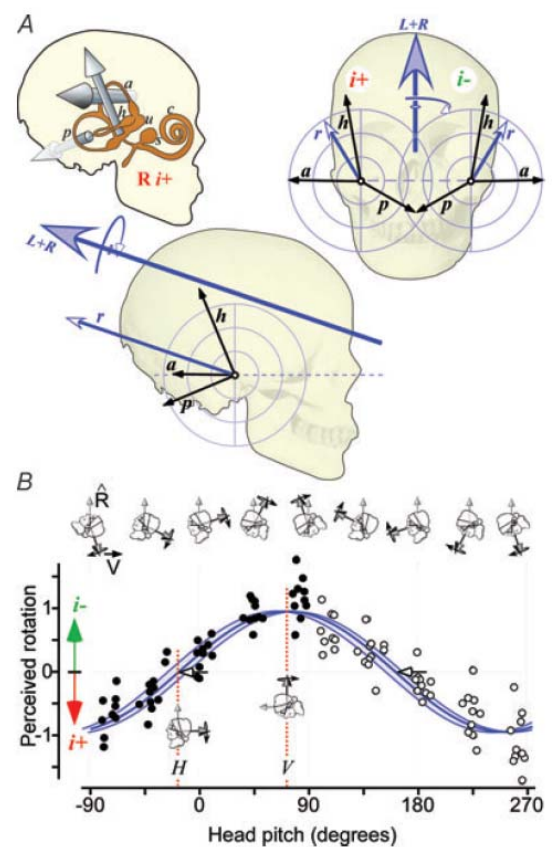


Fig. 3 - Vetores Galvânicos (A) e Percepção de Rotação Conforme a Posição da Cabeça (B)

Percebeu-se também que as correntes anodais causam diminuição dos impulsos elétricos nas sinapses enquanto o as correntes catodais aumentam. Com estas informações, indivíduos foram vendados e pedidos para andar para a frente enquanto estimulação galvânica bipolar era utilizada. Curiosamente, tal gerou, na posição ortostática com a cabeça direita, apenas algum desequilíbrio sem perturbações na marcha em si (os indivíduos continuaram a caminhar em frente). Quando repetido o exercício com a cabeça inclinada para a frente, não houveram sinais de desequilíbrio mas sim alterações da trajetória na direção do ânodo. Isto foi causado pois havia uma tentativa de contrariar a percepção de rotação na direção do cátodo através do movimento. Mais ainda, conforme modulado o estímulo apresentado, era possível até mesmo dirigir os indivíduos por “controle remoto” e levá-los a desviar de obstáculos. Porém, devido às direções dos vetores, se a cabeça fosse elevada para a posição vertical, os indivíduos automaticamente tropeçariam pelo que o estímulo se alteraria e geraria reflexos de equilíbrio automáticos.

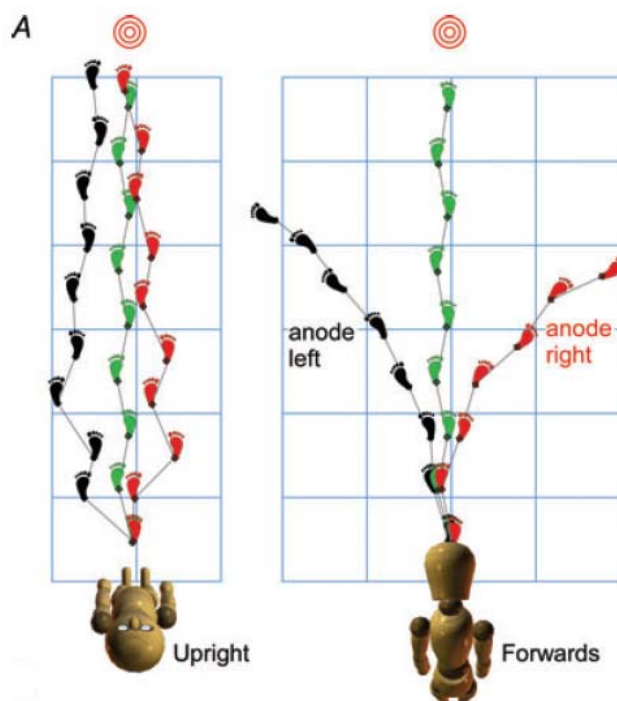


Fig. 4 - Influência Vestibular no Equilíbrio e Orientação na Marcha

A alteração da posição da cabeça altera a forma como o cérebro interpreta a posição do indivíduo no plano, fazendo por isso com que a estimulação galvânica crie diferentes respostas conforme estas alterações. Isto ocorre porque, além da informação vestibular, existe também o efeito de sinais proprioceptivos das articulações e músculos, que dão informação sobre o plano da marcha. Com estas novas informações e as obtidas já anteriormente conclui-se então a importância da relação entre o plano da marcha, a postura do corpo e o plano gravitacional para a criação de um mapa espacial interno e consequente orientação e equilíbrio (St George & Fitzpatrick, 2011).

MULTIMODALIDADE DA FUNÇÃO VESTIBULAR

Embora já se perceba as várias interações que o sistema vestibular tem com outros, o seu funcionamento exato continua em estudo. Sabe-se que sinais dos músculos,

articulações, pele e olhos estão constantemente a ser integrados com a informação vestibular mas, devido à imensa e extensa multimodalidade desta interação, a estimulação vestibular muitas vezes não leva a uma sensação separada consciente como nos restantes sistemas, dificultando o seu estudo. Ainda assim, o sistema vestibular tem um papel importante em inúmeras funções do dia-a-dia, desde reflexos até mesmo à própria percepção do ambiente circundante.

Maior parte dos estudos já existentes focam-se na alteração de reflexos causados pelo sistema vestibular, como o reflexo do equilíbrio. Isto torna-se possível devido a muitos segundos neurónios do sistema vestibular serem também neurónios pré-motores, permitindo por isso respostas com latência extraordinariamente baixa como no reflexo vestibulo-ocular (Angelaki & Cullen, 2008).

Computação do Movimento

O principal objetivo do sistema vestibular é, com certeza, a deteção de movimento e posição na cabeça relativa ao mundo externo. Porém, para tal não pode ocorrer a utilização de informação dos canais semicirculares separadamente dos órgãos otolíticos, nem separadamente dos restantes sistemas já mencionados.

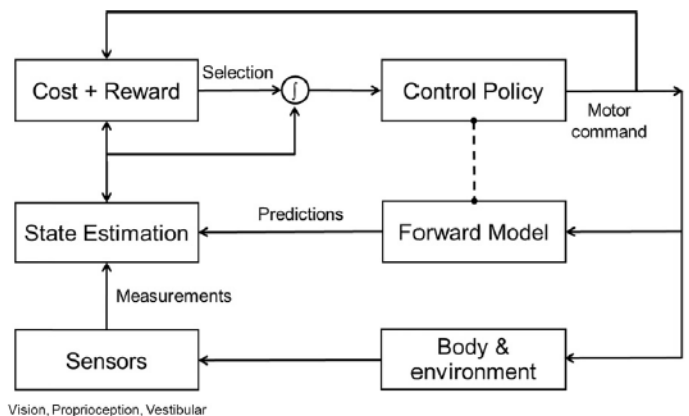
Para começar, os canais semicirculares detetam movimento e rotação da cabeça (aceleração angular), mas não fornecem informação sobre como a cabeça se posiciona relativamente ao mundo externo. Já os órgãos do vestibulo fazem o oposto de certa forma: estes avaliam a posição da cabeça utilizando a aceleração linear, mas não conseguem distinguir movimentos de translação de forças gravitacionais. Assim sendo, é necessário que o cérebro consiga juntar estas informações para obter a informação necessária.

Tal acontece com uma solução matemática em que, de forma sucinta, são utilizados os sinais dos canais semicirculares para criar uma estimativa das acelerações lineares que deverão ser detetadas pelos órgãos do vestibulo. Estas acelerações serão subtraídas do total obtido pelos órgãos otolíticos e assim o restante será interpretado como movimento de translação (Angelaki & Cullen, 2008).

Estes métodos continuam, porém, a não ser completamente satisfatórios. Em frequências baixas, a diferença entre translação e inclinação da cabeça não é suficiente para ser corretamente detetada pelos órgãos vestibulares, pelo que a interpretação cerebral torna-se errónea, podendo até mesmo levar a ilusões percetuais. Nestas circunstâncias, torna-se importante a informação extravestibular, nomeadamente sinais visuais e propriocetivos, para corrigir este defeito.

Os neurónios sensitivos oferecem informação “ruidosa” que é muitas vezes ambígua, como já foi referido anteriormente com os exemplos do sistema vestibular, mas também redundante, como acontece muitas vezes com os sinais extravestibulares. Por exemplo, a propriocepção do pescoço permite-nos saber a orientação da cabeça no espaço, informação que já é fornecida pelo próprio sistema vestibular. Assim sendo, as informações repetidas são medidas e “pesadas” conforme a sua confiabilidade (Clemens, De Vrijer, Selen, Van Gisbergen, & Medendorp, 2011).

Para qualquer informação obtida, porém, são ativados neurónios eferentes para o sistema motor periférico para o controlo do equilíbrio e dos movimentos. Porém, para tal, é necessário também haver uma **previsão** do resultado destes movimentos. Tal é feito através do conhecimento dos custos e recompensas obtidos para cada ação, através de um sistema que se denomina de **forward internal model** (Angelaki, Shaikh, Green,, & Dickman, 2004). Este é o sistema que prevê as consequências dos comandos motores enviados para a periferia, necessárias também para diferenciar sensações que advêm dos movimentos do próprio indivíduo e daqueles que advêm do ambiente. Este está a ser constantemente calibrado para as dinâmicas do corpo e ambiente externo, num processo denominado de **adaptação motora** (Diedrichsen, Shadmehr,, & Ivry, 2010).



Vision, Proprioception, Vestibular

Fig. 5 - Representação Esquemática do Sistema de Feedback Motor

Distinção de Movimentos Passivos e Ativos da Cabeça

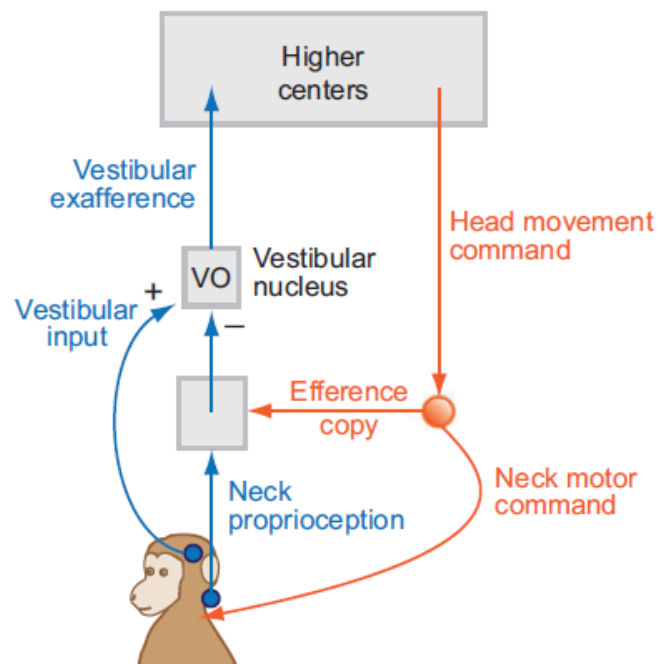
Embora a informação da posição e movimento da cabeça seja essencial para o equilíbrio no dia-a-dia, esta revela-se insuficiente para o efeito. Movimentos da cabeça podem ser ativos (executados pelo próprio indivíduo) e passivos (causados por movimentação do ambiente externo, por exemplo), e a sua distinção alterará a resposta e interpretação dos resultados a nível cerebral.

Tal ideia já tinha sido explorada em 1950, por Von Holst e Mittelstaedt, que propuseram o **princípio da reaferência**, no qual os resultados sensitivos esperados que advêm de um comando motor (reaferência) são subtraídos do sinal sensitivo obtido. Desta forma, é

possível a distinção entre os dois inputs sensitivos de movimentos gerados pelo próprio e movimentos externos (von Holst & Mittelstaedt, 1950).

A convergência de vários subsistemas para o sistema vestibular, entretanto, apresenta um grande espectro de possíveis soluções para esta problemática. Para avaliá-lo, foram estudadas as respostas neuronais para movimentos da cabeça produzidos pela ativação da musculatura do pescoço, comparando-os com movimentos passivos de rotação do corpo em macacos.

Durante os movimentos ativos, é natural que se verifiquem ativação da propriocepção do pescoço assim como do próprio sistema vestibular. Curiosamente, a ativação passiva de proprioceptores do pescoço não parece ter o mesmo efeito – esta não altera significativamente a sensibilidade para rotação da cabeça. Fez-se ainda o teste inverso: criou-se estímulo para que os macacos movessem a cabeça mas, ao tentar fazê-lo, estes teriam a mesma restringida. Notou-se então que, embora o estímulo motor fosse forte, não havia qualquer tipo de alteração a nível do sistema vestibular (Roy & Cullen, 2004).



Estes dois estudos revelam uma nova informação: para haver influência sobre

Fig. 6 – Esquematização da Influência dos 3 Sistemas na Aferência Vestibular

o sistema vestibular e a percepção de movimento, não basta haver estímulos motores ou sensitivos de propriocepção em separado.

De facto, quando estudados os três sistemas em conjunto (proprioceptivo, motor e vestibular), verifica-se que o sinal de cancelamento da aferência vestibular, causado pelo segundo neurónio deste sistema (Angelaki & Cullen, 2008), apenas acontece quando a propriocepção e o estímulo motor são concordantes. Esta interação não parece ser exclusiva da propriocepção e sistema motor, contudo – de facto, outros estudos parecem sugerir que haja mais interações para diferentes movimentos e situações, tendo já se percebido a presença de cancelamento do sinal vestibular através de influências do cerebelo. Não é, contudo, uma lei universal: por exemplo, parece que a estabilização do

sistema visual não funciona da mesma forma, não havendo distinção entre movimentos passivos e ativos neste âmbito (Angelaki & Cullen, 2008).

CONCLUSÃO

A função vestibular é complexa e de difícil estudo, mas estudos relativamente recentes têm descoberto diversas novidades nesta área. O que inicialmente se acreditava ser um sistema único tem se vindo a revelar como um complexo sistema que inclui diversos órgãos e interage com outras áreas do corpo.

A nível do sistema vestibular em isolamento, a sua influência no equilíbrio e orientação espacial é de fulcral importância – o seu desempenho funciona à base de vetores conforme a movimentação da endolifa pelos canais semicirculares e órgãos otolíticos. Já aqui se começa a perceber um fator que se torna relevante para todas as restantes áreas deste sistema: o resultado (vetor) final tem em conta os dois órgãos, fazendo um cálculo entre ambos para perceber a posição atual da cabeça com um bom nível de segurança. Esta é a principal forma de orientação e equilíbrio do corpo, como provado pelos estudos através da estimulação galvânica, mas de longe o único.

Em geral, os principais sistemas que interagem intimamente com o sistema vestibular serão o sistema visual, proprioceptivo e motor, assim como algumas áreas do cerebelo. Estes fornecem constantes informações ao cérebro que são unidas às aferências do vestíbulo. O melhor exemplo está na diferenciação de movimentos passivos e movimentos ativos, em que os sistemas proprioceptivo e motor funcionam em uníssono para anular parte da aferência vestibular, efetivamente subtraindo a parte ativa do movimento da informação recebida pelo cérebro.

Estes efeitos são complexos, mas fornecem informações práticas revelantes na compreensão do funcionamento do nosso corpo, e possivelmente de patologias já existentes. É necessário, contudo, efetuar mais estudos – os que foram feitos atualmente têm diversas limitações, como só estudarem um tipo de movimento (grande parte deles é feito com movimentos de rotação, ignorando a translação e inclinação), por exemplo. Estudos futuros deverão também focar-se mais na área do sistema nervoso central, e como o cérebro calcula todas estas interações, ao contrário da forma como ele recebe a sua informação, como tem sido feito até agora.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Marco Simão e Prof. Dr. Óscar Dias, pela atenção e disponibilidade total,
À minha família e amigos que me apoiaram nos momentos de maior angústia.

BIBLIOGRAFIA

- Angelaki, D., Shaikh, A., G. A., & Dickman, J. (2004). Neurons compute internal models of the physical laws of motion. *Nature*.
- Bove, M., Courtine, G., & Schieppati, M. (2002). Neck muscle vibration and spatial orientation during stepping in place in humans. *J Neurophysiol*, 2232–2241.
- Clemens, I., De Vrijer, M., Selen, L., Van Gisbergen, J., & Medendorp, W. (2011). Multisensory processing in spatial orientation: an inverse probabilistic approach. *J. Neurosci*.
- Diedrichsen, J., S. R., & Ivry, R. (2010). The coordination of movement: optimal feedback control and beyond. *Trends Cogn. Sci*.
- Netter, F. H. (2011). *Atlas of Human Anatomy*. SAUNDERS Elsevier.
- Reynolds, R., & Bronstein, A. (2004). The moving platform aftereffect: limited generalization of a locomotor adaptation. *J Neurophysiol*.
- Roy, J., & Cullen, K. (2004). Dissociating self-generated from passively applied head motion: neural. *J. Neurosci*.
- Taube, J. (2011). Head direction cell firing properties and behavioral performance in 3D space. *J Physiol*.
- von Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1950). Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*.
- Wardman, D., Day, B., & Fitzpatrick, R. (2003). Position and velocity responses to galvanic vestibular stimulation in human subjects during standing. *J Physiol*.